DISTRIBUCION DE LA FAMILIA BROMELIACEAE EN DOS VERTIENTES ANDINAS DEL SUR DE COLOMBIA

Julio Betancur^{1,3} y M. Alejandra Jaramillo²

- ¹ Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, Colombia. E-mail: jbetanc@ciencias.ciencias.unal.edu.co
- ² Department of Botany, Duke University, Box 90342, Durham, NC 27708-0342, USA E-mail: maj3@acpub.duke.edu

RESUMEN. Se presenta una lista anotada y se analiza la riqueza, las afinidades florísticas y la distribución geográfica y altitudinal de las especies de Bromeliaceae que crecen en los Andes del extremo sur de Colombia. Se encontraron 169 especies, 14 géneros, 15 especies con distribución transandina, 8 primeros registros para Colombia y 7 probables especies nuevas. Los taxa con mas especies fueron la subfamilia Tillandsioideae y los géneros Guzmania, Pitcairnia y Tillandsia. La subfamilia Bromelioideae presentó más especies en la Planicie Amazónica, la Pitcairnioideae en el Piedemonte Pacífico y la Tillandsioideae en todas las subregiones montañosas; en la Planicie Pacífica Guzmania fue el género mejor representado, en la Planicie Amazónica Aechmea, en las subregiones de piedemonte Guzmania y Pitcairnia y en el Altiplano Pasto-Sibundoy Tillandsia. Las especies son principalmente endémicas (33%), ampliamente distribuidas en los Andes (32%) o en el neotrópico (20%). El mayor número de especies se encontró entre 600 y 1,800 m de altitud, con un pico en 1,200–1,400 m. La subfamilia Bromelioideae fue mas diversa a altitudes bajas (0–600 m), mientras que Pitcairnioideae y Tillandsioideae a altitudes medias (600–2,000 m).

ABSTRACT. The richness, floristic affinities, and geographical and altitudinal distribution of Bromeliaceae from the Andean slopes of southern Colombia were studied. A total of 14 genera and 169 species were found—a checklist of these is presented. Fifteen of the species showed a transandean distribution, eight species are newly recorded here for Colombia, and seven are likely species new for science. The most speciose subfamily was the Tillandsioideae, and most speciose genera *Guzmania*, *Pitcairnia*, and *Tillandsia*. The subfamily Bromelioideae was found to be most diverse in the Amazon Plain, the Pitcairnioideae in the Pacific foothills, and Tillandsioideae in the montane regions. In the Pacific Plain, *Guzmania* was the most speciose genus, as was *Aechmea* in the Amazon Plain, *Guzmania* and *Pitcairnia* in the foothills, and *Tillandsia* in the Pasto-Sibundoy Plateau. Thirty-three percent of the species found were endemic, 32% were widely distributed in the Andes, and 20% widely distributed in the Neotropics. The majority of the species were found between 600 and 1,800 m elevation, with a peak at 1,200–1,400 m. Species of the subfamily Bromelioideae were found at low altitudes (0–600 m) and those of the other subfamilies at mid-elevations (600–2,000 m).

Introduccion

El norte de los Andes es una de las áreas neotropicales con mayor diversidad vegetal y la alta tasa de deforestación a la que ha estado sometida durante los últimos años la hace prioritaria para su estudio y conservación (Churchill et al. 1995, Henderson et al. 1991). Colombia posee una gran diversidad de ambientes y de regiones fitogeográficas manifestadas en su gran riqueza florística; sin embargo hay evidencia de que la diversidad biológica se concentra principalmente en las áreas de piedemonte y en las estribaciones inferiores de las cordilleras andinas (Hernández-Camacho et al. 1992), con algunos grupos de plantas que presentan un fenómeno de "radiación explosiva" (Gentry 1982a, b). La familia Bromeliaceae evidencia este fenómeno de diversificación hacia las vertientes andinas, en especial en géneros como Guzmania, Pitcairnia y Tillandsia; a pesar de ello, el extremo norte de los Andes sigue siendo una de las zonas que

requiere intensa exploración para comprender la historia natural del grupo.

El objetivo de este trabajo es analizar la riqueza y la distribución geográfica y altitudinal de las especies de Bromeliaceae en el extremo suroccidental de Colombia, zona andina especialmente diversa y con un gran número de especies endémicas (Gentry & Dodson 1987). Además se presenta una lista anotada de las especies, se analizan sus afinidades florísticas y la distribución de las diferentes formas de vida a través de un gradiente altitudinal.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en los departamentos colombianos de Nariño y Putumayo, área con aproximadamente 35,000 km² y comprendida entre 74°50′–78°46′W y 1°26′N–0°07′ S. La región está dividida por un macizo montañoso conocido como el Nudo de los Pastos, que viene desde Ecuador y del cual, hacia el norte, se desprenden las tres cadenas montañosas de Colombia (FIGURA 1). Se subdividió la región en cinco

³ Corresponding author.

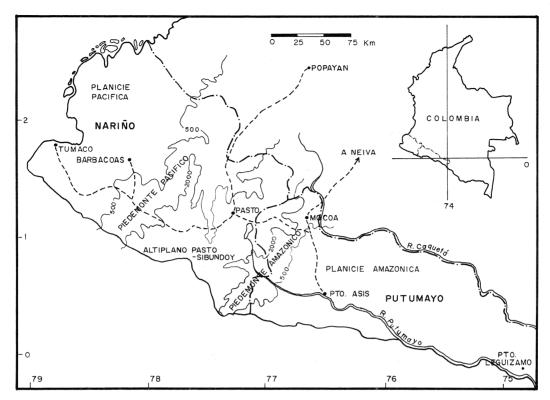


FIGURA 1. Ubicación geográfica del área de estudio, departamentos colombianos de Nariño y Putumayo. Se muestran las cinco subregiones: Planice Pacífica (PIP), Piedemonte Pacífico (PP), Altiplano Pasto-Sibundoy (APS), Piedemonte Amazónico (PA) y Planicie Amazónica (PIA). La línea discontinua indica las principales carreteras.

subregiones: en la vertiente occidental de los Andes 1) la Planicie Pacífica (PIP), que se extiende desde la costa Pacífica, al nivel del mar, hasta 500 m de altitud y 2) el Piedemonte Pacífico (PP), entre 500 y 2,000 m, aproximadamente; 3) el Altiplano Pasto-Sibundoy (APS), cumbre del Nudo de los Pastos caracterizada por tener una fisiografía general más o menos plana; y en la vertiente oriental de los Andes: 4) el Piedemonte Amazónico (PA), entre 500 y cerca de 2,000 m, y 5) la Planicie Amazónica (PIA), que va desde Puerto Leguízamo (200 m alt.) hasta cerca de 500 m sobre la cordillera.

La región se caracteriza por ser desde húmeda hasta pluvial (Espinal 1990). La precipitación media anual varía entre 985 mm (estación "El Paraiso" a 3,120 m de altitud) y 8,823 mm (estación "Junín" a 950 m). En general, las regiones de planicies y las de piedemonte son las más lluviosas, en especial el Piedemonte Pacífico, que en algunos sectores corresponde a la clasificación de bosque pluvial premontano (con más de 8,000 mm de precipitación promedio anual). En las zonas montañosas altas (Altiplano Pasto-Sibundoy) los registros pluviométricos

son comparativamente más bajos (985–1,750 mm anuales), y no por ello son regiones secas, ya que para esa altura la precipitación corresponde a la zona de vida húmeda (Espinal 1990).

En los registros correspondientes a las planicies y los piedemontes no se presenta estacionalidad en las lluvias, con excepción de la estación "Apto. La Florida", posiblemente por su localización cercana a la costa pacífica y el influjo de las corrientes marinas. En el Altiplano Pasto-Sibundoy si hay una leve estacionalidad.

METODOS

La información sobre las especies encontradas en la región de estudio (TABLA 1) se obtuvo a través de: 1) exploración de campo y colección de especímenes botánicos por los autores entre los años 1991 y 1994; 2) consulta de la literatura disponible; y 3) estudio de los especímenes botánicos depositados en los herbarios colombianos COL, HUA y PSO.

Las bromeliáceas de esta región fueron especialmente colectadas durante el siglo pasado por J. J. Triana y E. André y a mediados de este

TABLA 1. Lista anotada de las bromeliáceas de dos vertientes andinas al sur de Colombia. En las subregiones: APS (Altiplano Pasto-Sibundoy), PA (Piedemonte Amazónico), PP (Piedemonte Pacífico), PlA (Planicie Amazónica) y PlP (Planicie Pacífica); en los hábitos: E (epífita), TR (trepadora) y T (terrestre); en la distribución general: AMAZ (Amazónico), AND (Andino), CA (Centroamericano), CHB (Chocó Biogeográfico), END (Endémico) y NT (Neotropical); en los departamentos: N (Nariño) y P (Putumayo).

Taxon	Hábito	Depart.	Subregión	Altitud (m)	Distrib.	Especímen testigo
SUBFAMILIA BROMELIOIDEAE		F				
Aechmea angustifolia Poepp. & Endl.	E	N, P	PIP, PA	2-1,300	NT	Gentry 34921 (COL)
A. anomala L. B. Sm.	Е	P	PlA	230–250	END	Cuatrecasas 10609 (COL, US)
A. contracta (Mart. ex Schult. f.) Baker	E	P	PlA	200-250	AMAZ	Jaramillo 549 (COL)
A. cucullata H. Luther	E	P	PA	1,500	END	Foster 2222 (COL)
A. dactylina Baker	E	N	PlP	50–210	CA	de Benavides 6610 (COL, PSO)
A. mertensii (Meyer) Schult. f. in Roem. & Schult.	E	P	PlA	200	NT	Jaramillo 617 (COL, US)
A. nidularioides L. B. Sm.	E	P	PlA	200-400	AMAZ	Foster 2253 (COL)
A. nivea L. B. Sm. A. nudicaulis (L.) Griseb.	E E	P N	PlA PlP	250 50	AMAZ NT	King 6201 (US) Gentry 34913 (COL, PSO)
A. penduliflora André	E	P	PlA	200-400	NT	Jaramillo 547 (COL)
A. romeroi L. B. Sm.	Е	P	PA	1,350–1,500	AMAZ	Betancur 4954 (COL, SEL, US)
A. servitensis André	E	P	PA	640–1,350	NT	Betancur 4901 (COL)
A. zebrina L. B. Sm.	E	P	PlA	400	END	Foster 2256 (GH)
Billbergia decora Poepp. & Endl.	E	P	PA	600	AMAZ	Fernández 7140 (COL)
Bromelia plumieri (E. Morren) L. B. Sm.	T	P	PA	600-700	NT	Foster 2258 (COL, GH)
Greigia exerta L. B. Sm.	Т	N	APS	3,200	END	Cuatrecasas 11897 (COL, F, US)
G. mulfordii L. B. Sm.	T	N	APS	3,300	AND	Foster 2041 (COL, GH, US)
G. nubigena L. B. Sm.	T	N	APS	3,300	END	Foster 2043 (COL, GH)
G. racinae L. B. Sm.	T	N	APS	3,300	END	Foster 2044 (COL, GH)
G. vulcanica André	T	N, P	APS	3,200-3,900	AND	Foster 2042 (COL, GH, US)
Ronnbergia deleonii L. B. Sm.	T?	N	PlP	50	END	de León 359 (US)
R. killipiana L. B. Sm.	Е	N	PIP	500	СНВ	García-Barriga 13167 (COL, US)
R. morreniana Linden & André	T	N	PlP	400	END	Mora 4267 (COL)
R. sp. nov.?	T	N	PP	685–1,800	END	Betancur 3958 (COL)
Streptocalyx colombianus L. B. Sm.	Е	P	PlA	200–400	AMAZ	Schultes 6606a (US)

TABLA 1. Viene.

Taxon	Hábito	Depart.	Subregión	Altitud (m)	Distrib.	Especímen testigo
S. longifolius (Rudge) Baker	E	P	PlA	200-500	NT	Betancur 5480
S. poeppigii Beer	E	P	PlA	200–500	NT	(COL) Foster 2252 (COL, GH, US)
SUBFAMILIA PITCAIRNIOIDEAE Pepinia costata (L. B. Sm.) G. S. Varad. & Gilmartin	T	N	PP	800	END	Foster 2150 (COL, GH, US)
P. luteyniorum (L. B. Sm. & Read) G. S. Varad. & Gilmartin	T	N	PP	1,750-1,950	END	Betancur 2560 (COL, HUA)
P. quesneloides (L. B. Sm.) G. S. Varad. & Gilmartin	T	N	PlA	200-400	END	Foster 2257 (COL, GH)
Pitcairnia archeri L. B. Sm.	T, Tr	N	PP, PlP	100-1,260	СНВ	Betancur 3957 (COL)
P. arcuata (André) André	T	N	PP	1,050-1,300	END	Betancur 2605 (COL)
P. bakeri (André) André ex Mez	Tr	N	PP	800-1,800	END	Betancur 4754 (COL)
P. bella L. B. Sm.	T	P	PA	600-1,000	AND	Foster 2211 (COL, GH, US)
P. brittoniana Mez	T	P	PA	1,400	NT	Betancur 5449 (COL, SEL, US)
P. brongniartiana André	Tr	N	PP	800-1,200	CHB	Betancur 4897 (COL)
P. brunnescens L. B. Sm.	Tr	N, P	PA, PP	1,700-1,800	END	Betancur 3967 (COL)
P. calophylla L. B. Sm.	T	N	PP	705	END	Foster 2159 (COL, GH)
P. capitata L. B. Sm.	T	P	PA	1,300-2,000	END	Foster 2262 (COL, GH)
P. commixta L. B. Sm.	T, Tr	N	PP	1,160–1,600	AND	Betancur 2593 (COL, HUA, PSO)
P. dendroidea André	T	N, P	PA, PP	800-1,800	AND	Plowman 4426 (COL)
P. diffusa L. B. Sm.	T, Tr	N	PIP, PP	200-800	СНВ	de Benavides 6881 (COL, PSO)
P. elongata L. B. Sm.	Tr	N	PP	800	AND	Foster 2154 (COL, GH)
P. fosteriana L. B. Sm.	T	P	APS	2,500	AND	Foster 1977 (COL, GH, US)
P. guzmanioides L. B. Sm.	T	P	PA	600-1,800	AND	Betancur 5524 (COL)
P. kalbreyeri Baker	T	P	PA	1,300-2,000	AND	Betancur 5527 (COL)
P. lehmannii Baker	T	N, P	APS	2,200-3,000	AND	Bristol 359 (COL, US)
P. lepidopetalon L. B. Sm.	T	N	PP	500-1,300	END	Betancur 4889 (COL)
P. lignosa L. B. Sm.	T	N	APS	1,710–1,950	END	Betancur 2549 (COL, HUA, PSO)
P. macranthera André	Tr	N	PIP, PP	200-1,000	CHB	Gentry 34957 (COL)
P. maidifolia (E. Morren) Decne. ex Planch. & Linden	T	P	PA	1,400-1,500	NT	Cuatrecasas 11414 (COL, US)

TABLA 1. Viene.

Taxon	Hábito	Depart.	Subregión	Altitud (m)	Distrib.	Especímen testigo
P. nigra (Carriére) André	Tr	N	PP	1,160-1,300	AND	Foster 2186 (COL)
P. oblanceolata L. B. Sm.	Tr	N	PP	1,300	CA	Betancur 3927 (COL)
P. palmoides Mez & Sodiro	T	P	PA	1,500	END	Foster 2229 (US)
P. pungens Humb., Bonpl. & Kunth	T	N	APS	2,100-2,300	AND	Betancur 2556 (COL)
P. spectabilis Mez	T, Tr	N	PP	650-1,300	END	Betancur 3964 (COL)
P. squarrosa L. B. Sm.	T	N	PP	800	AND	Foster 2158 (COL, GH, US)
P. trianae André	T	P	APS, PA	1,300-2,600	AND	Betancur 5499 (COL, SEL)
P. tumulicola L. B. Sm.	T	N	PP	1,050	END	Foster 2071 (GH)
P. sp. nov., aff. P. brachysperma André	T	P	PA	1,200	END	Fernández 6010 (COL)
Puya clava-herculis Mez & Sodiro	T	N	APS	3,350-4,070	END	Ewan 16020 (COL, US)
P. furfuracea (Willd.) L. B. Sm.	T	N	APS	2,500	AND	Ewan 15096 (COL)
P. gigas André	T	N	APS	2,760-3,300	END	Foster 2046 (COL, GH, US)
P. lehmanniana L. B. Sm.	Т	N	APS	2,300-3,200	END	Betancur 2551 (COL, HUA, PSO)
P. thomasiana André P. vestita André	T T	N N, P	APS APS	3,000 3,000–3,250	AND AND	André 3191 (K) Cuatrecasas 11737 (COL, F, GH)
SUBFAMILIA TILLANDSIOIDAE Catopsis nutans (Sw.) Griseb.	E	P	PA	1,350–1,400	NT	Betancur 4991 (COL, SEL)
C. sessiliflora (Ruiz & Pav.) Mez	E	N	PlP	50	NT	de Benavides 586 (COL, PSO)
Guzmania acuminata L. B. Sm.	E	P	PA	600-1,000	END	Schultes 19079 (US)
G. amplectens L. B. Sm.	T	N	PP	840–1,800	END	Betancur 2561 (COL, HUA,
G. andreana (E. Morren) Mez	Е	N	PP	1,750–2,550	END	PSO) Betancur 2568 (COL, HUA,
G. angustifolia (Baker) Wittm.	\mathbf{E}_{i}	N, P	PA, PP	1,200-1,300	CA	PSO) Foster 2227
G. bakeri (Wittm.) Mez	E	N	APS	3,000	END	(COL, GH) Lehman 6676
G. calamifolia André ex Mez	E	N	PP	500	СНВ	(GH) André 3396 (K,
G. candelabrum (André) André ex Mez	E	N, P	APS	2,600-3,600	AND	NY) Fernández 1005
G. caricifolia (André ex Baker) L. B. Sm.	Tr	N	PP	800-1,700	END	(COL) Betancur 4891
G. coriostachya (Griseb.) Mez	E	N, P	PA, PP	1,650-2,000	CA	(COL, PSO) Betancur 5543 (COL, SEL, US)

TABLA 1. Viene.

Taxon	Hábito	Depart.	Subregión	Altitud (m)	Distrib.	Especímen testigo
G. densiflora Mez	Е	P	APS	3,000	AND	Foster 2009 (COL, GH, US)
G. diffusa L. B. Sm.	E, T	N, P	APS, PA, PP	1,650-3,600	AND	Betancur 5500 (COL)
G. dissitiflora (André) L. B. Sm.	E	N	PP	1,100	CA	André 3939 bis (K)
G. eduardii André ex Mez	E	N	PIP, PP	300-1,300	CHB	Mora 4221 (COL)
G. fosteriana L. B. Sm.	E, T	P	PA	640–1,400	END	Betancur 5378 (COL, HUA, SEL, US)
G. globosa L. B. Sm.	Tr	N	PIP, PP	600-800	CHB	Romero 2883 (COL)
G. glomerata Mez & Wercklé	E	P	PlA	300	CA	Cuatrecasas 10897 (COL)
G. gloriosa (André) André ex Mez	E, T	N	APS, PP	1,050-3,000	AND	Betancur 2581 (COL)
G. gracilior (André) Mez	T	N	PP	800-1,160	AND	Foster 2155 (COL, GH)
G. graminifolia (André ex Baker) L. B. Sm.	Tr	N	PIP, PP	200-1,700	END	Betancur 4718 (COL)
G. hitchcockiana L. B. Sm.	E	N	PIP	270-500	END	de León 343 (US)
G. kraenzliniana Wittm.	T	N	PP	800	CHB	Foster 2147 (GH)
G. lingulata (L.) Mez	E	N	PlP	500	NT	Foster 2195 (COL)
G. longipetala (Baker) Mez	E :	N	PP	800-1,200	END	de Benavides 8089 (COL, PSO)
G. lychnis L. B. Sm.	T	P	APS	3,300	AND	Foster 2045 (COL, GH)
G. melinonis Regel	E	P	PlA, PA	250-1,330	NT	Foster 2212 (COL, GH)
G. mitis L. B. Sm.	Е	N	PP	1,260	AND	Betancur 3956 (COL)
G. mosquerae (Wittm.) Mez	Τ .	N, P	APS, PA, PP	800-2,200	AND	García-Barriga 18648 (COL, US)
G. multiflora (André) André ex Mez	E	N	APS	3,000	AND	Soejarto 978 (GH)
G. musaica (Linden & André) Mez	E	N	PlP	50-300	СНВ	Romero-Casta- ñeda 5130 (COL)
G. pearcei (Baker) L. B. Sm.	Tr	N	PA, PP	1,300-2,000	END	Betancur 4324 (COL)
G. pungens L. B. Sm.	T	N	PP	800-1,185	END	Betancur 2600 (COL, HUA)
G. radiata L. B. Sm.	T	N	PP	720	END	Foster 2162 (COL, GH, US)
G. regalis H. Luther	E	N	PP	685–745	END	Betancur 3961 (COL)
G. retusa L. B. Sm.	Е	P	PA	1,350-1,500	AND	Betancur 5465 (COL, SEL)
G. rhonhofiana Harms	E	N	PP	500-1,330	СНВ	Foster 2188 (COL, US)
G. sanguinea (André) André ex Mez	E	N	PP	1,160	NT	Foster 2133 (COL, GH)
G. scherzeriana Mez	E	N	PIP, PP	50–745	CA	Betancur 3965 (COL)

TABLA 1. Viene.

Taxon	Hábito	Depart.	Subregión	Altitud (m)	Distrib.	Especímen testigo
G. sibundoyorum L. B. Sm.	E, T	P	APS	2,600-3,100	END	Fernández 7119 (COL)
G. sneidernii L. B. Sm.	Tr	N, P	PA, PP	1,650-2,200	END	Betancur 2559 (COL, HUA)
G. sphaeroidea (André) André ex Mez	E	P	APS, PA	1,350-2,530	AND	Betancur 5199 (COL, SEL)
G. sprucei (André) L. B. Sm.	E, Tr	N	PP	650-1,300	СНВ	Betancur 4322 (COL)
G. squarrosa (Mez & Sodiro) L. B. Sm. & Pittendr.	E, T	P	APS, PA	1,400-2,830	AND	Betancur 5379 (COL, SEL, US)
G. stricta L. B. Sm.	T	N	PP	800-1,250	END	Mora 2253 (COL, US)
G. subcorymbosa L. B. Sm.	E	P	PlA	250	CA	King 6134 (US)
G. triangularis L. B. Sm.	E	P	PA	1,000	AND	Foster 2297 (COL)
G. wittmackii (André) André ex Mez	E	N	PP	1,050-1,400	AND	Betancur 2604 (COL, HUA)
G. sp. nov.?, aff. G. dudleyi L. B. Sm.	E	N, P	PA, PP	1,000-1,800	END	Betancur 5403 (COL)
G. sp. nov., aff. G. plicatifolia L. B. Sm.	T	P	PA	1,500-2,000	END	Betancur 5521 (COL)
Mezobromelia capituligera (Griseb.) J. R. Grant	E	N, P	PA, PP	1,180-2,000	NT	Betancur 5518 (COL)
M. pleiosticha (Griseb.) Utley & H. Luther	E	P	PlA, PA	250-1,500	NT	Betancur 5387 (COL)
Tillandsia archeri L. B. Sm.	Е	P	APS	2,500	AND	Foster 1966 (COL, GH)
T. arcuans L. B. Sm.	T	N	APS	2,300	END	Foster 2266 (COL, GH)
T. biflora Ruiz & Pav.	E	P	APS	2,200-2,600	NT	Bristol 589 (COL)
T. bulbosa Hook.	E	N	PlP	3–36	NT	Triana s.n. (BM, COL)
T. buseri Mez	Е	N, P	APS, PA	1,500-3,000	AND	Braclay 4675 (COL)
T. compacta Griseb.	E, T	P	APS	3,000–3,600	NT	Foster 2039 (COL, GH)
T. complanata Benth.	E	N, P	APS, PP	1,300-3,032	NT	Betancur 3930 (COL, HUA, PSO)
T. confinis L. B. Sm.	Е	P	PA	640	NT	Betancur 5037 (COL, HUA, SEL, US)
T. delicatula L. B. Sm.	E, T	N, P	PA, PP	1,500-2,000	AND	Betancur 5523 (COL)
T. denudata André	T	N	APS	2,300	AND	Díaz 984 (COL)
T. disticha Humb., Bonpl. & Kunth	Е	N	PlP	50	AND	Dryander 2576 (COL, F, US)
T. engleriana Wittm.	E	N	APS	2,000	END	Lehmann 520
T. excavata L. B. Sm.	E	N	PlP	0	END	(GB) Dryander 2581
T. fasciculata Sw.	E	P	PA	1,400	NT	(US) Betancur 5263
T. fendleri Griseb.	E	N, P	PA, PP	800-1,800	NT	(COL) de Benavides 7078 (COL, PSO)

TABLA 1. Viene.

Taxon	Hábito	Depart.	Subregión	Altitud (m)	Distrib.	Especímen testigo
T. fraseri Baker	Е	N	APS	1,535–3,300	AND	de Benavides 7050 (COL, PSO)
T. fusiformis L. B. Sm.	E	P	PA	1,200	END	Foster 2341 (GH, US)
T. incarnata Humb., Bonpl. & Kunth	T	N	APS	2,555–3,300	AND	Betancur 2557 (COL, HUA)
T. lajensis André	T	N	APS	2,555–2,900	END	Betancur 2555 (COL, HUA)
T. longiflora Baker	E	P	APS	2,500	NT	Foster 1969 (COL, GH, US)
T. parviflora Ruiz & Pav.	E	P	PA	1,400	AND	Betancur 5452 (COL)
T. pastensis André	E	N	APS	2,000-3,500	AND	Foster 2268 (COL, GH, US)
T. pectinata André	E, T	N	APS	2,700	AND	Foster 2003 (COL, GH, US)
T. penlandii L. B. Sm.	Е	P	APS	2,400	AND	Betancur 5376 (COL, SEL)
T. pyramidata André	E	P	APS	2,400	AND	Foster 1964 (COL, GH)
T. recurvata (L.) L.	E, T	N	APS	1,710–2,600	NT	Betancur 2548 (COL, HUA, PSO)
T. riocreuxii André	E	P	APS	2,600-3,100	AND	Cuatrecasas 11881 (COL, F. US)
T. ropalocarpa André	E	P	APS	2,300	AND	Foster 2265 (GH)
T. secunda Humb., Bonpl. & Kunth	Е	P	APS	2,400	AND	Foster 1968 (COL)
T. spiculosa Griseb.	Е	N, P	APS, PA, PP	1,100-2,200	NT	Betancur 5044 (COL, HUA, SEL, US)
T. subalata André T. tetrantha Ruiz & Pav.	E E	N N, P	APS APS	3,000 2,160–3,800	AND AND	André 2469 (K) Fernández 1108
T. turneri Baker	E	N	APS	2,800–3,000		(COL) Schultes 7834-L
T. usneoides (L.) L.	E	N	APS	1,720–2,000		(US) Betancur 2550 (COL, HUA,
T. sp. nov.?, aff. T. marinier-lapostollei	T	N	APS	1,710-1,950	END	PSO) Betancur 2547 (COL)
Rauh Vriesea chrysostachys E. Morren	T	P	PA	640	NT	Betancur 4902 (COL)
V. confusa L. B. Sm.	E	N	PlP	50	END	Foster 2193 (US)
V. cylindrica L. B. Sm.	T	N	PP	1,000-1,700	AND	Foster 2185 (GH)
V. dubia (L. B. Sm.) L. B. Sm.	E	P	PlA	200	AMAZ	Jaramillo 571 (COL)
V. elata (Baker) L. B. Sm.	E	P	PA	1,400	AND	Betancur 5386 (COL)
V. gladioliflora (Wendl.) Antoine	E	N	PP	1,180	NT	Foster 2190 (COL, GH)
V. heterandra (André) L. B. Sm.	E	P	PA	1,300-1,400	AND	Betancur 5208 (COL)

TABLA 1. Viene.

· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·						
Taxon	Hábito	Depart.	Subregión	Altitud (m)	Distrib.	Especímen testigo
V. hygrometrica (André) L. B. Sm. & Pittendr.	Е	N, P	PA, PP	1,000-2,000	NT	Betancur 4720 (COL)
V. orjuelae L. B. Sm.	E	N	PP	1,700	END	Betancur 2565 (COL)
V. rubrobracteata Rauh	Е	P	PA	640–2,000	AND	Betancur 5377 (COL, SEL, US)
V. tequendamae (André) L. B. Sm.	E	P	APS	2,300-2,600	AND	Foster 2264 (COL, GH)
V. verrucosa L. B. Sm.	E	P	PA	1,350	END	Foster 2224 (GH)
V. viridiflora (Regel) Wittm. & Mez	Е	N	PP	1,180	NT	Foster 2128 (COL, GH)
V. zamorensis (L. B. Sm.) L. B. Sm.	Е	P	PA	1,400	AND	Betancur 5467 (COL)
V. sp. nov.	E, T	P	PA	1,500-2,000	END	Betancur 5519 (COL)
V. sp. nov., aff. V. tequendamae (André) L. B. Sm.	E	N	APS	3,000	END	Barclay 4674 (COL)

siglo por M. B. Foster y R. Foster (Smith 1957). Los mejores registros se obtuvieron a partir de las expediciones de Foster y Foster en 1946 y muchas de sus colecciones siguen siendo los únicos registros conocidos para varias de las especies de la región; aún así, en muchos de ellos fué necesario actualizar las altitudes y la ubicación departamental.

Esta lista contiene el nombre de la especie, una colección de referencia, la subregión donde se encontró, el rango de distribución altitudinal en la subregión, el hábito de crecimiento y la distribución general de la especie en el neotrópico. Los acrónimos de los herbarios están de acuerdo con Holmgren *et al.* (1993).

Los nombres de las especies se basan principalmente en lo propuesto por Smith & Downs (1974, 1977, 1979) en el tratamiento de la familia para la Flora Neotropica. Por otra parte, de todos los cambios genéricos propuestos en los últimos tiempos para Bromeliaceae (Smith & Kress 1989, 1990, Smith & Spencer 1992, Spencer & Smith 1993), sólo se consideró la división de Pepinia y Pitcairnia (Varadarajan & Gilmartin 1988). No se tuvieron en cuenta todos los cambios nomenclaturales puesto que estamos de acuerdo con que "muchos de ellos no han estado acompañados de una sustentación rigurosa y sólo han conducido a aumentar el número de nuevas combinaciones y confusión dentro del grupo" (Brown et al. 1993, Holst 1994). Para otras actualizaciones nomenclaturales menores se hizo uso del útil compendio de Luther y Sieff (1994).

Para las afinidades florísticas se tuvo en cuenta varios patrones de distribución general de las especies, así: 1) especies endémicas (END), aquellas con distribución restringida a pequeñas áreas localizadas en los Andes del sur de Colombia y/o del norte del Ecuador; 2) especies distribuidas a través de la Amazonía (AMAZ); 3) especies con distribución amplia a través de los Andes (AND); 4) especies centroamericanas (CA), aquellas distribuidas desde el sur de Centro América (Costa Rica y/o Panamá) y que alcanzan el sur de Colombia; 5) especies del Chocó Biogeográfico (CHB), las que se distribuyen a lo largo de las tierras bajas del occidente de Colombia y el noroccidente del Ecuador (Gentry 1982a); y 6) especies neotropicales (NT), aquellas que alcanzan más de una región biogeográfica en el Neotrópico.

Todas las bromeliáceas de la región son hierbas anuales o perennes, que pueden crecer como terrestres (T), epífitas (E) o trepadoras (Tr).

RESULTADOS

Los Taxones en la Región

En el área de estudio se encontraron 169 especies, distribuidas en 14 géneros (TABLA 2). La subfamilia mejor representada fué Tillandsioideae, con el 61% de la especies totales. Los géneros con más especies fueron *Guzmania* (28% de las especies), *Tillandsia* (21%) y *Pitcairnia* (18%). Dentro de la subfamilia Bromelioideae *Aechmea* fué el género mas rico, con casi la mitad de las especies; dentro de la Pitcairnia, con el 77% de las especies; dentro de la Tillandsioideae sobresalieron *Guzmania* y *Tillandsia*, con el 47% y 34% de las especies registradas, respectivamente.

Tabla 2. Número de especies para cada taxón de Bromeliaceae, encontradas en dos vertientes andinas al sur de Colombia.

	No.	%	%
Taxa	especies	subfamilia	familia
Subfamilia Bromelioideae	27		16
Aechmea	13	48	8
Billbergia	1	4	1
Bromelia	1	4	1
Greigia	5	19	3
Ronnbergia	4	15	2
Streptocalyx	3	. 11	2
Subfamilia Pitcairnioideae	39		23
Pepinia	3	8	2
Pitcairnia	30	77	18
Puya	6	15	4
Subfamilia Tillandsioideae	103		61
Catopsis	2	2	1
Guzmania	48	47	28
Mezobromelia	2	2	1
Tillandsia	35	34	21
Vriesea	16	16	10
Total Bromeliaceae	169		

Quince especies (casi la mitad pertenecientes al género *Guzmania*) presentaron una distribución transandina (encontradas hacia ambos lados del macizo montañoso); estas especies fueron *Aechmea angustifolia* Poeppig & Endl., *Guzmania angustifolia* (Baker) Wittm., *G. coriostachya* (Gri-

seb.) Mez, G. diffusa L. B. Sm., G. mosquerae (Wittm.) Mez, G. pearcei (Baker) L. B. Sm., G. sneidernii L. B. Sm., Guzmania sp. nov. aff. G. dudlevi L. B. Sm., Mezobromelia capituligera (Griseb.) J. R. Grant, Pitcairnia brunnescens L. B. Sm., P. dendroidea André, Tillandsia delicatula L. B. Sm., T. fendleri Griseb., T. spiculosa Griseb. y Vriesea hygrometrica (André) L. B. Sm. & Pittendr. Se encontraron ocho nuevos registros para Colombia: Aechmea nudicaulis (L.) Griseb., Billbergia decora Poeppig & Endl., Guzmania fosteriana L. B. Sm., G. regalis H. Luther, Pitcairnia brittoniana Mez, Tillandsia parviflora Ruiz & Pav., T. secunda Humb., Bonpl. & Kunth y Vriesea zamorensis (L. B. Sm.) L. B. Sm.; y siete especies nuevas, dos de Guzmania, una de Pitcairnia, una de Ronnbergia, una de Tillandsia y dos de Vriesea.

El mayor número de especies se encontró en las subregiones montañosas (APS, PA, PP), cada una de las cuales tuvo aproximadamente la tercera parte de las especies totales (TABLA 3); las planicies Amazónica y Pacífica son más pobres (cada una con el 10–12% de las especies). La subfamilia Bromelioideae presentó mas especies en la Planicie Amazónica (con el 37% de sus especies allí); Aechmea mostró preferencia por la Planicie Amazónica, donde estuvieron más de la mitad de sus especies; Billbergia, Bromelia y Streptocalyx sólo estuvieron en la vertiente Amazónica, Greigia solo en el Altiplano Pasto-Sibundoy y Ronnbergia sólo en la vertiente pacífica. La subfamilia Pitcair-

TABLA 3. Número de especies de cada taxón de Bromeliaceae en las cinco subregiones de dos vertientes andinas del suroeste de Colombia: Planicie Pacífica (PIP), Piedemonte Pacífico (PP), Altiplano Pasto-Sibundoy (APS), Piedemonte Amazónico (PA) y Planicie Amazónica (PIA). El denominador índica el porcentaje relativo de composición de especies del taxón en una subregión determinada.

Taxa	PlP	PP	APS	PA	PlA
Subfamilia Bromelioideae	6/22	1/4	5/19	6/22	10/37
Aechmea Billbergia Bromelia	3			4 1 1	7
Greigia Ronnbergia	3	1	5		
Streptocalyx					3
Subfamilia Pitcairnioideae	3/8	19/49	11/28	11/28	.1/3
Pepinia Pitcairnia Puya	3	2 17	5	11	1
Subfamilia Tillandsioideae	12/12	39/38	39/38	34/33	5/5
Catopsis Guzmania Mezobromelia Tillandsia Vriesea	1 7 3 1	29 1 4 5	11 26 2	1 15 2 8	3 1
Totales	21/12	59/35	55/33	51/30	16/10

Tabla 4. Afinidades florísticas de las especies de Bromeliaceae en dos vertientes andinas del sur de Colombia. AMAZ: Elemento Amazónico, AND: Elemento Andino, CA: Elemento Centroamericano, CHB: Elemento del Chocó Biogeográfico, END: Elemento Endémico, NT: Elemento Neotropical. El denominador índica el porcentajes relativo y se obtuvo con respecto al total de especies para cada taxón.

Taxa	AMAZ	AND	CA	CHB	END	NT
Subfamilia Bromelioideae	6/22	2/7	1/4	1/4	9/33	8/30
Aechmea	4		1		3	5
Billbergia	1		4			
Bromelia						1
Greigia		2			3	
Ronnbergia				1	3	
Streptocalyx	1					2
Subfamilia Pitcairnioideae		15/39	1/3	4/10	17/44	2/5
Pepinia					3	
Pitcairnia		12	1	4	11	2
Puya		3			3	
Subfamilia Tillandsioideae	1/1	37/36	6/6	7/7	29/28	23/22
Catopsis						2
Guzmania		14	6	7	18	3
Mezobromelia						2
Tillandsia		17			6	12
Vriesea	1	6			5	4
Totales	7/4	54/32	8/5	12/7	55/33	3/20

nioideae estuvo mejor representada en las subregiones montañosas, especialmente en el Piedemonte Pacífico, con cerca de la mitad de sus especies allí, al igual que *Pitcairnia*; *Puya* se presentó solamente en el Altiplano Pasto-Sibundoy. La subfamilia Tillandsioideae también se concentró en las subregiones montañosas; *Guzmania* presentó el 60% de sus especies en el Piedemonte Pacífico, *Tillandsia* mostró preferencia por el Altiplano Pasto-Sibundoy (con el 74% de sus especies) y *Vriesea* por las subregiones de piedemonte.

En la Planicie Pacífica Guzmania fué el género mejor representado, con siete especies. En las regiones de piedemontes sobresalieron Guzmania y Pitcairnia, aunque la diversidad de ambos géneros fué mayor en el Piedemonte Pacífico que en el Amazónico. En el Altiplano Pasto-Sibundoy el género con mas especies fué Tillandsia, con 26 especies, seguido por Guzmania, con 11 especies, y en la Planicie Amazónica fué Aechmea, con siete especies.

Afinidades Florísticas

La mayor parte de las especies son elementos endémicos (33%), ampliamente distribuidos en los Andes (32%) o neotropicales (20%) (TABLA 4). Las especies de la subfamilia Bromelioideae son principalmente endémicas (33%) o tienen distribución neotropical (30%) o amazónica (22%); el endemismo se concentró en *Greigia* y

Ronnbergia. Las especies de la subfamilia Pitcairnioideae son principalmente elementos endémicos (44%) o andinos (39%), mientras que las de la subfamilia Tillandsioideae son andinos (36%), endémicos (28%) o neotropicales (22%).

Por otra parte, las especies con distribución amazónica pertenecen principalmente al género *Aechmea*; las andinas a *Guzmania, Pitcairnia* y *Tillandsia*; los elementos que vienen desde el sur de centroamérica están casi todos restringidos a *Guzmania*; los característicos del Chocó biogeográfico y los endémicos pertenecen principalmente a *Guzmania* y *Pitcairnia* y los que tienen amplia distribución en el neotrópico a *Tillandsia* (TABLA 4).

Distribución Altitudinal de las Especies

Las especies se distribuyeron con preferencia entre 600 y 1800 m de altitud, pero con un pico entre 1,200 y 1,400 m (FIGURA 2). En la Vertiente Pacífica la mayor riqueza estuvo entre 1,000 y 1,400 m de altitud, mientras que en la Vertiente Amazónica entre 1,200 y 1,600 m. En el Altiplano Pasto-Sibundoy la preferencia altitudinal estuvo entre 2,400 y 3,000 m.

Lae especies de la subfamilia Bromelioideae presentaron preferencia por las zonas bajas (0–600 m de altitud) y en menor grado por las zonas altoandinas, entre 3,200 y 3,400 m; el primer intervalo de altitud corresponde a la concentración de especies de *Aechmea, Ronbergia* y

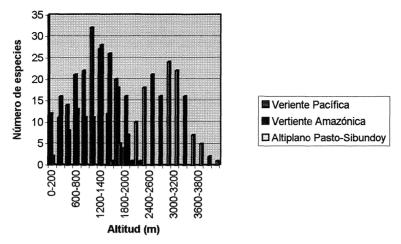


FIGURA 2. Distribución altitudinal de las especies de Bromeliaceae de dos vertientes andinas del sur de Colombia.

Streptocalyx, mientras que el segundo corresponde a las de Greigia. La subfamilia Pitcairnioideae tuvo mas especies entre 600 y 1,600 m de altitud, debido principalmente a la concentración de especies de Pitcairnia; Puya tuvo preferencia por el rango entre 2,800 y 3,400 m. La subfamilia Tillandsioideae tuvo mas especies entre 600 y 2,000 m, rango que corresponde a una mayor concentración de especies de Guzmania, Mezobromelia y Vriesea; Tillandsia mostró un comportamiento diferente a los otros géneros de la subfamilia, pues tuvo más especies entre 2,200 y 2,600 m.

Las especies endémicas presentaron una distribución altitudinal semejante a la mostrada por las especies totales, concentradas entre 600 y 2,000 m de altitud y debida principalmente al alto endemismo de *Guzmania* y *Pitcairnia*, especialmente hacia la vertiente pacífica (PP y PIP). Hacia los límites inferior y superior de este rango, la riqueza de especies endemicas disminuye drásticamente, presentandose un leve incremento entre 2,800 y 3,400 m, que corresponde a la presencia de especies de *Greigia* y *Puya*.

Las especies epífitas se concentraron entre 1,000 y 1,800 m de altitud y la disminución en el número de especies hacia ambos extremos tuvo un comportamiento más o menos gradual. Las especies terrestres presentaron mayor riqueza entre 600 y 2,000 m. Hacia los 400–1,000 m se presentó una disminución en el número de especies epífitas, la que corresponde exactamente a un aumento en el número de trepadoras (principalmente especies de *Pitcairnia* y de *Guzmania* del grupo *Sodiroa*).

DISCUSION

La relación entre el número de especies v el área muestreada es de 48.3 especies/10⁴ km². De acuerdo a los criterios utilizados por Holst (1994) esta relación es comparativamente mayor que la presentada por cualquier otra región andina (TAB-LA 5). Regiones intensamente muestreadas, como Ecuador (Luther 1989), Antioquia en Colombia (Betancur 1991), Rio de Janeiro en Brasil (Fontoura et al. 1991) y este estudio, presentan relaciones especies-área mayores que otras regiones menos exploradas, lo cual indica que algunos valores pueden estar subestimados y que es necesario intensificar las exploraciones para obtener resultados más exactos. Por otra parte, una misma región intensamente muestreada, como en el Ecuador por ejemplo, las zonas altas (Jørgersen & Ulloa 1994) son más ricas que las zonas bajas (Renner et al. 1990). Los registros para Rio de Janeiro en Brasil (Fontoura et al. 1991) son una excepción dentro de las regiones bajas, pues muestran una alta riqueza, lo cual puede estar asociado a que en esta región está el centro de distribución de la subfamilia Bromelioideae (Holst 1994, Smith & Downs 1974).

Mientras que en este estudio se presentaron 15 especies con distribución transandina, de 169 totales, en Ecuador Gilmartin (1973) encontró 17 especies, de 249 totales; comparativamente este valor es bajo en el Ecuador y puede explicarse por el escaso conocimiento que sobre la distribución de las especies de Bromeliaceae se tenía para ese entonces. Además, mientras que en este estudio la mayor cantidad de especies con distribución transandina pertenecen al género Guzmania (7 spp.), en el Ecuador perte-

TABLA 5. Diversidad de especies de Bromeliaceae en algunos países y regiones de América.

Paises/regiones	Area (km²)	No. especies	No. especies/10 ⁴ km ²
México (García-Franco 1987)	1,958,201	364	1.9
Mesoamérica (Holst 1994)	778,238	303	3.9
Colombia (Holst 1994)	1,138,339	391	3.4
Antioquia, Colombia (Betancur 1991)	63,612	154	24.2
Vertientes andinas del sur de			
Colombia (este estudio)	35,000	169	48.3
Venezuela (Holst 1994)	912,050	364	4.0
Guyanas (Holst 1994)	448,793	120	2.7
Ecuador (Holst 1994)	283,561	368	13.0
Tierras bajas de la Amazonía			
ecuatoriana (Renner et al. 1990)	71,000	40	5.6
Altos Andes del Ecuador (Jørgensen &			
Ulloa 1994)	45,000	131	29.1
Perú (Holst 1994)	1,265,215	410	3.2
Río de Janeiro, Brasil (Fontoura 1991)	6,321	245	387.6

necen al género *Tillandsia* (11 spp.). En Ecuador los registros climáticos muestran más humedad hacia la vertiente oriental andina (Gilmartin 1973) y en la región de estudio hacia la vertiente occidental; sin embargo, al igual que en el Ecuador, las especies con distribución transandina se presentaron a menores altitudes en la vertiente más húmeda. De hecho, la distribución geográfica o altitudinal de las especies de bromeliáceas tienen valor para indicar el tipo de vegetación y de régimen climático de una región (Benzing 1987, Gilmartin 1973).

Como la subfamilia mejor representada fue Tillandsioideae, cuyos géneros tienen en general preferencia por distribuirse en los Andes, las subregiones mas diversas fueron las montañosas (el Altiplano Pasto-Sibundoy y los piedemontes Amazónico y Pacífico), ubicadas por encima de 500 m alt. Otros grupos de plantas con similares formas de vida y preferencias de habitat presentan este mismo patrón de distribución concentrado en los ecosistemas andinos, como los briófitos (Churchill 1991), las ericáceas (Luteyn 1989), las heliconias (Betancur & Kress 1995) y las aráceas (Croat 1992). Estos grupos presentan formas de vida principalmente como hierbas terrestres, epífitas y trepadoras que abundan en los bosques de niebla, debido principalmente a que las condiciones de alta humedad favorecen su crecimiento (Sugden & Robins 1979, Williams-Linera & Lawton 1995). La alta humedad en los bosques subandinos parece favorecer, además, formas de crecimento como trepadoras en las bromeliáceas, incremento que correspondió en la región de estudio con la disminución en la proporción de hierbas epífitas.

La distribución diferencial de cada uno de los géneros en las subregiones mostró sus respectivas afinidades biogeográficas. Los géneros con mayor riqueza de especies en ambientes con influencia amazónica (Planicie y Piedemonte Pacífico), como Aechmea, Billbergia, Bromelia, Streptocalyx y Vriesea, muestran un patrón de distribución similar al de muchos otros grupos de plantas tropicales, en los cuales su diversidad disminuye a medida que se alejan de la Amazonia y sugiere un centro de distribución amazónico o brasileño (Gentry 1982a). Por otra parte, el alto endemismo encontrado para las bromeliáceas de la subregiones montañosas ha sido registrado también para otros grupos de plantas en los Andes de Colombia, como palmas (Galeano 1992) y heliconias (Betancur & Kress 1995).

La riqueza de especies en ambas vertientes andinas fue diferencial: mientras que en el Piedemonte Pacífico la mayor riqueza se presentó a 1,000–1,400 m de altitud, en el Piedemonte Amazónico fué a 1,200–1,600 m. Esta diferencia parece estar correlacionada con la presencia del cinturón de nubes continuas que se forma a diferentes altitudes en cada una de las vertientes, el cual da inicio a la formación del bosque nublado.

Se puede considerar entonces que los Andes del sur de Colombia son un importante centro de concentración de especies de bromeliáceas, región en la que se presenta además un alto endemismo y en la que la mayor riqueza se presenta en los lugares con mas precipitación.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se hizo con financiación de COL-CIENCIAS (proyecto 1101-05-015-92) y del CIN-DEC (proyecto 903391) de la Universidad Nacional de Colombia, a través de la investigación "Comparación de la diversidad florística entre dos puntos de las vertientes amazónica y pacífica de Colombia". A muchos estudiantes y otras personas de la Universidad Nacional de Colombia y en especial del Instituto de Ciencias Naturales, por su colaboración en el trabajo de campo, procesamiento de las muestras y/o facilidades logísticas proporcionadas. A nuestros colegas Pilar Franco, José Luis Fernández y Diego Giraldo, por su apoyo permanente durante la investigación. Por su colaboración durante el trabajo de campo en el departamento de Nariño, a Cristian Samper y Guillermo Cantillo de la Reserva Natural La Planada, a William Beltrán, a la comunidad de la Fundación Ecológica los Colibríes de Altaquer y a Steven P. Churchill de The New York Botanical Garden; y en el departamento del Putumayo a la comunidad de San Antonio (Mocoa), a Silvio López y, muy especialmente, a Bernardo Córdoba, por su fraternidad y cordialidad.

LITERATURA CITADA

- Benzing D.H. 1987. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 183–204.
- BETANCUR J. 1991. Contribución al conocimiento de las bromeliáceas del departamento de Antioquia. Tesis, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. Manuscrito.
- BETANCUR J. AND W.J. KRESS. 1995. Distribución geográfica y altitudinal del género *Heliconia* (Heliconiaceae) en Colombia. *In S.P. Churchill.*, H. Balsley, E. Forero and J.L. Luteyn, eds., Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. The New York Botanical Garden, New York.
- Brown G.K., H.E. Luther and W.J. Kress. 1993. Comments on the responsibilities of taxonomists. Journal of the Bromeliad Society 43(4): 154–156.
- Churchill S.P. 1991. The floristic composition and elevational distribution of Colombian mosses. The Bryologist 94(2): 157–167.
- CHURCHILL S.P., H. BALSLEV, E. FORERO AND J.L. LUTEYN, eds. 1995. Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. The New York Botanical Garden, New York.
- CROAT T.B. 1992. Species diversity of Araceae in Colombia: a preliminary survey. Ann. Missouri Bot. Gard. 79: 17–28.
- ESPINAL L.S. 1990. Zonas de vida de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Seccional Medellín. Colombia.
- Fontoura T., A. Costa and T. Wendt. 1991. Preliminary checklist of the Bromeliaceae of Rio de Janeiro State, Brazil. Selbyana 12: 5–45.
- GALEANO G. 1992. Patrones de distribución de las palmas de Colombia. Bull. Inst. fr. études andines. 21(2): 599–607.
- GARCIA-FRANCO J.G. 1987. Las bromelias de México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (INIREB), Xalapa, Veracruz, México. 94 pp.
- GENTRY A.H. 1982a. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó Refuge. Pp. 112–136 in G. T. PRANCE, ed., Biological diversification in the neotropics. Columbia University Press, New York.
- ——. 1982b. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an ac-

- cident of the Andean orogeny? Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 557-593.
- GENTRY A.H. AND C.H. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 205–233.
- GILMARTIN A.J. 1973. Transandean distribution of Bromeliaceae in Ecuador. Ecology 54(6): 1389–1393.
- HENDERSON A., S.P. CHURCHILL AND J.L. LUTEYN. 1991. Neotropical plant diversity. Nature 351: 21–22.
- HERNANDEZ-CAMACHO J., R. ORTIZ, T. WALSCHBURGER AND A. HURTADO. 1992. Estado de la Biodiversidad en Colombia, Introducción. *In* I. G. HALFFTER, ed., La Diversidad biológica de Iberoamérica Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, México.
- HOLMGREN P.K., N.H. HOLMGREN AND L.C. BARNETT, eds. 1993. Index Herbariorum, Part I: The herbaria of the world, 8th. ed. The New York Botanical Garden, New York.
- HOLST B.K. 1994. Checklist of Venezuelan Bromeliaceae with notes on species distribution by state and levels of endemism. Selbyana 15: 132–149.
- JØRGERSEN P.M. AND C. ULLOA-ULLOA. 1994. Seed plants of the high Andes of Ecuador—a checklist. AAU Reports 34: 1–443.
- LUTEYN J.L. 1989. Speciation and diversity of Ericaceae in Neotropical montane vegetation. Pp. 297–310 in L.B. HOLM-NIELSEN, I.C. NIELSEN AND H. BALSLEY, eds., Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity. Academic Press, New York.
- LUTHER H.E. 1989. A provisional checklist of the Bromeliaceae of Ecuador. Phytologia 67: 312–330.
- LUTHER H.E. AND E. SIEFF. 1994. De rebus bromeliacearum I. Selbyana 15(1): 9–93.
- RENNER S., H. BALSLEV AND L.B. HOLM-NIELSEN. 1990. Flowering plants of Amazonian Ecuador—A checklist. AAU Reports 24: 1–239.

 SMITH L.B. 1957. The Bromeliaceae of Colombia. Contr.
- SMITH L.B. 1957. The Bromeliaceae of Colombia. Contr. U. S. Natl. Herb. 33: 1–311.
- SMITH L.B. AND R.J. DOWNS. 1974. Pitcairnioideae (Bro-meliaceae). Fl. Neotrop. Monogr. 14, Part 1. Hafner Press. New York
- AND . 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). Fl. Neotrop. Monogr. 14, Part 3. The New York Botanical Garden. New York.
- SMITH L.B. AND W.J. KRESS. 1989. New or restored genera of Bromeliaceae. Phytologia 66: 70–79.
 - —— AND ———. 1990. New genera of Bromeliacae. Phytologia 69: 271–274.
- SMITH L.B. AND M.A. SPENCER. 1992. Reduction of Sureptocalyx (Bromeliaceae: Bromelioideae). Phytologia 72: 96–98.
- Spencer M.A. and L.B. Smith. 1993. *Racinaea*, a new genus of Bromeliaceae (Tillandsioideae). Phytologia 74: 151–160.
- SUGDEN A.M. AND R.J. ROBINS. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, I. The distribution of the epiphytic flora. Biotropica 11(3): 173–188.
- VARADARAJAN G S. AND A.J. GILMARTIN. 1988. Taxonomic realignments within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). System. Bot. 13: 294–299.
- WILLIAMS-LINERA G. AND R.O. LAWTON. 1995. The ecology of hemiepiphytes in the forest canopies. Pp. 255–283 in: LOWMAN M. AND N. NADKARNI, eds., Forest canopies. Academic Press, San Diego. 624 pp.